

ZEVENSTER (*TRIENTALIS EUROPAEA*) EN WITTE ENGBLOEM (*VINCETOXICUM HIRUNDINARIA*): TWEE VERGETEN PLANTENSOORTEN UIT DE VOERSTREEK (BELGIË)

Hans Jacquemyn & Rein Brys, Laboratorium voor Bos, Natuur en Landschap, Universiteit Leuven, Vital Decosterstraat 102, B-3000 Leuven (België)

Alex Zeevaert, AMINAL, Afdeling Bos en Groen, Graaf de Ferrarisgebouw, Koning Albert II-laan 20, B-1000 Brussel (België)

De verspreiding van plantensoorten heeft altijd al op veel interesse kunnen rekenen van botanici en natuurliefhebbers. Door veranderingen in landgebruik, het wegvallen van traditionele beheersvormen en een toegenomen versnippering van het landschap is de verspreiding van een groot aantal plantensoorten gedurende de laatste decennia echter sterk achteruitgegaan. Tal van plantensoorten zijn hierdoor lokaal uitgestorven, terwijl de overgebleven populaties veelal nog maar een schim zijn van wat ze ooit zijn geweest. In deze bijdrage worden twee soorten besproken die in Nederlands Zuid-Limburg waarschijnlijk uitgestorven zijn, maar waarvan in de Voerstreek (België) van elke soort nog een kleine populatie is overgebleven, namelijk Zevenster (*Trientalis europaea*) en Witte engbloem (*Vincetoxicum hirundinaria*).

KWETSBAARHEID VAN KLEINE PLANTENPOPULATIES

Veranderingen in landgebruik en het wegval-

len van traditionele beheersvormen hebben ertoe geleid dat voor heel wat plantensoorten de omgevingsomstandigheden niet langer geschikt zijn. Daar komt bij dat onze heden-

daagse landschappen ook nog eens gekenmerkt worden door een sterke versnippering, waardoor de overblijvende stukjes natuur vaak nogal klein zijn en relatief ver uit elkaar liggen. Hierdoor is het voor tal van plantensoorten bijzonder moeilijk geworden om zich in deze veranderende landschappen te handhaven. Dit geldt in het bijzonder voor zeldzame plantensoorten die het vaak al moeilijk hebben om zich te handhaven of voor soorten die strikt gebonden zijn aan karakteristieke omgevingsvoorwaarden. Vaak zijn zulke soorten dan ook verdwenen op plaatsen waar men ze op het eerste gezicht toch zou verwachten. Hier komt bij dat uit recent onderzoek is gebleken dat vooral kleine populaties het meest kwetsbaar zijn. Zo heeft een recente studie uit Duitsland (MATTHIES *et al.*, 2004) bijvoorbeeld aangetoond, dat over een periode van tien jaar ongeveer 27% van de onderzochte populaties van acht kortlevende plantensoorten uitstierven. De meeste hiervan waren kleine populaties (dat wil zeggen populaties bestaande uit minder dan 50 individuen). Gelijkaardige resultaten werden in België teruggevonden voor de langlevende en zeldzame Stengelloze sleutelbloem (*Primula vulgaris*) (ENDELS *et al.*, 2002). Ook hier bleken vooral de kleine populaties het meest gevoelig voor uitsterven. Zeer waarschijnlijk zijn op deze manier tal van populaties en soorten (ongemerkt) uit een landschap of zelfs uit een hele streek verdwenen.

De populaties die er toch in slagen zich te handhaven, zijn vaak klein en hebben als een gevolg van hun geringe grootte en een toenemende isolatie te kampen met verschillende problemen, die opgedeeld kunnen wor-



FIGUUR 1

Zevenster (*Trientalis europaea*) in de Hoge Venen (foto: Hans Jacquemyn).

den in drie grote categorieën:

- 1) toevallige veranderingen in omgevingsomstandigheden;
- 2) genetische problemen (toegenomen in-teelt, verlies van genetische variatie als een gevolg van genetische drift en genetische verarming (zie kader 1));
- 3) een verminderde zaad- en vruchtzetting door een afnemend bestuivingssucces.

Voor een meer gedetailleerde bespreking van de voornaamste problemen van kleine plantenpopulaties verwijzen we graag naar OUBORG (1988) en OOSTERMEIJER *et al.* (1998). Een verlaagde zaadzetting en/of een verminderde levensvatbaarheid van de nakomelingen kan de lange-termijn overleving van plantensoorten beïnvloeden. Dit geldt echter vooral voor kort-levende plantensoorten (GROOM, 1998; LENNARTSSON, 2002). Voor lang-levende soorten zullen de gevolgen van een verminderde populatiegrootte en toegenomen isolatie minder snel duidelijk worden, omdat de gevestigde planten doorgaans een zeer lage mortaliteit vertonen.

In dit artikel zullen twee voorbeelden besproken worden van zeldzame plantensoorten, die nu nog in de Voerstreek voorkomen, maar waarvan de populaties zo klein geworden zijn dat de lange-termijn overleving ervan in het gevaar is gekomen. Het betreft enerzijds Witte engbloem en anderzijds Zevenster. Beide soorten kwamen ook voor in Zuid-Limburg, maar ze zijn er nu zeer waarschijnlijk uitgestorven (WEEDA *et al.*, 1985). In een eerste deel wordt meer uitleg verschaft over de natuurlijke verspreiding en ecologie van beide soorten. Daarna wordt dieper ingegaan op de staat van beide populaties en hun groeiplaats in de Voerstreek. Tot slot zullen de overlevingskansen van beide soorten op lange termijn besproken worden.

ZEVENSTER

Zevenster is een klonale plant, dat wil zeggen een plant die zich op vegetatieve wijze kan vermenigvuldigen, die typisch voorkomt in de onderetage van open naaldbossen, eiken-berkenbossen en natte heidevegetaties (TAYLOR *et al.*, 2002). Ze komt voornamelijk voor in boreale bossen van het noordelijk halfrond (Canada, Noorwegen, Zweden en Finland en verder oostwaarts tot in Siberië). De soort wordt meestal teruggevonden op vochthoudende, zure, maar niet uitgesproken voedsel-arme zand- en leemgrond. Zevenster is nogal gevoelig voor uitdroging, en komt hierdoor

meestal voor in gebieden waar het klimaat relatief vochtig en koel is. Meestal wordt ze teruggevonden in bosbestanden die gedomineerd worden door Zomereik (*Quercus robur*), berk (*Betula spec.*) of Grove den (*Pinus sylvestris*). Hierin komt ze meestal niet voor op de meest open of de meest beschaduwde plaatsen. In België evenals in Nederland is Zevenster zeer zeldzaam en beschermd.

In België komt de soort haast uitsluitend in de Hoge Venen voor (figuur 1) en uit Vlaanderen werd de soort zelfs niet eerder beschreven (persoonlijke mededeling W. van Landuyt). In Nederland komt ze vooral voor in Drenthe, maar ook uit Overijssel en van de Veluwe zijn enkele populaties bekend. Daarnaast komt de soort ook voor op de Waddeneilanden, voornamelijk op Terschelling. In Zuid-Limburg kwam Zevenster tot in het begin van de jaren zestig van de afgelopen eeuw op twee lokaties in de Vijlenerbossen nabij Vaals voor. Door de totale omvorming van het half-natuurlijke bos in productiebos zijn deze groeiplaatsen echter verdwenen. In 1991 werd echter ook een populatie in Midden-Limburg in een Grove dennenbestand aangetroffen (mondelinge mededeling J. Hermans) en in 2001 werd een populatie gevonden in een naaldbos in Nederweert-Eind (CORTENRAAD & MULDER, 2003).

Zevenster behoort tot de Sleutelbloemfamilie (*Primulaceae*). In tegenstelling tot andere soorten van deze familie die in onze streken voorkomen, wordt de soort gekenmerkt door een zogenaamde 'pseudo-éénjarige' levenscyclus (PIQUERAS, 1999). De moederplant sterft daarbij af op het einde van het groeiseizoen (augustus – september) nadat ze eerst ondergrondse wortelknollen heeft gevormd, waaruit het volgend jaar nieuwe planten zullen voortkomen. Deze ondergrondse wortelknollen zien eruit als knotsvormige verdikkingen. De onderaardse uitlopers die de moederplant verbinden met de pas gevormde knollen verdwijnen na een tijdje, zodat de nieuwe planten, onmiddellijk nadat ze gevormd worden, fysiologisch onafhankelijk zijn van de moederplant. De onderaardse uitlopers worden begin juli gevormd en de wortelknollen ontwikkelen zich aan de uiteinden hiervan in augustus. Soms worden meerdere uitlopers gevormd. In dat geval zal de langste uitloper in de meest gevallen ook de grootste wortelknol vormen (PIQUERAS & KLIMES, 1998). Een gelijkaardige levenscyclus wordt bijvoorbeeld ook teruggevonden bij Groot heksenkruid (*Circaea lutetiana*) (VERBURG, 1998).

KADER 1

Genetische variatie, drift en verarming.

De erfelijke eigenschappen van een plant liggen opgeslagen in hun chromosomen. De chromosomen van elk organisme bestaan uit DNA en zijn gestructureerd in genen. Genen zijn kleine stukjes DNA die coderen voor de aanmaak van bijvoorbeeld een bepaalde stof, de kleur van de bloem, de vorm van het blad, enzovoort. In de meeste soorten vormen genen voor een bepaald kenmerk steeds een paar (diploidie), maar ook drie en vier is mogelijk. De tot een paar behorende genen worden allelen genoemd. Een individu kan bijgevolg twee identieke allelen bevatten (homozygoot) of kan verschillende allelen bevatten voor het betreffende gen (heterozygoot). Wanneer binnen een populatie een gen in verschillende vormen voorkomt, dat wil zeggen verschillende allelen heeft, dan spreekt men van '**genetische variatie**' binnen deze populatie. Eén van de belangrijkste implicaties van genetische variatie is dat, hoe groter deze genetische variatie binnen een populatie is, des te groter deze populatie de mogelijkheid bezit zich aan te passen op mogelijke veranderingen in bijvoorbeeld de omgevingskwaliteit.

Het genetische materiaal dat zich in de nakomelingen van een populatie bevindt, kan men als een steekproef beschouwen van het genetische materiaal van de ouderplanten. Wanneer het aantal nakomelingen gering is, is het mogelijk dat deze steekproef, door toeval, niet langer representatief is voor de ouderplanten. De frequenties van de allelen in de nieuwe generatie wijken dan af van die in de oude generatie. Deze onregelmatige schommelingen van de allelfrequentie wordt '**genetische drift**' genoemd. Door genetische drift kunnen bepaalde allelen, en dan vooral die allelen die in lage frequenties voorkwamen, geheel in de steekproef ontbreken. Deze gaan dus verloren voor de populatie, waardoor genetische drift tot '**genetische verarming**' of vermindering van de genetische variatie leidt.

De bloei vindt plaats tussen mei en juni waarbij meestal één of twee, uitzonderlijk drie of vier bloemen worden gevormd. Zoals de naam doet vermoeden, bestaat de bloem uit zeven kelk- en kroonbladen. De kroonbladen



FIGUUR 2

Witte Engbloem (*Vincetoxicum hirundinaria*) in een krijthellingsgrasland te Eben-Emaël (België) (foto: Rein Brys).

zijn wit, soms een beetje roze aangelopen met een gele voet. De meeldraden staan schuin naar boven en naar buiten gericht. Op het moment dat de stempel reeds ontvanke-lijk is om stuifmeel te ontvangen, zijn de helmknopjes nog gesloten, waardoor kruisbestui-ving in de hand wordt gewerkt (HEUKELS, 1910). De vrucht is een bolvormige doos- vrucht die met zes tot acht teruggekromde kleppen openspringt. Binnen elke vrucht ont- wikkelen zich slechts enkele kleine, hoekige zaden (gemiddeld worden ongeveer zes za- den per vrucht gevormd). Onder natuurlijke omstandigheden wordt verjonging door ves- tiging van kiemplanten echter zelden aange- troffen. Wanneer dit toch het geval is, lijkt dit vooral plaats te vinden wanneer de vochtom- standigheden optimaal zijn en de bodem lichtjes verstoord wordt (ERIKSSON & EHR- LÉN, 1992).

WITTE ENGBLOEM

Witte engbloem behoort tot de Zijdeplant- familie (*Asclepiadaceae*). De Latijnse naam *Vin- cetoxicum hirundinaria* verwijst enerzijds naar de uiterst giftige stoffen in de wortel die braakneigingen veroorzaken en als remedie tegen vergiftiging kan worden gebruikt (*vin- cetoxicum* betekent letterlijk 'overwin het gif'), en anderzijds naar de vruchten die sterk gelijken op de staart van een zwaluw (*hirundo* = zwaluw).

Witte engbloem is een langlevende, kruidachtige plant, die voornamelijk voor- komt op zonnige, geëxposeerde hellingen en kliffen. In tegenstelling tot Zevenster verkiest Witte engbloem uitgesproken kalkhouden- de bodems. De soort vertoont hoofdzakelijk een continentale verspreiding en komt van Zuid-Zweden, Noord-Spanje en het Atlasge-

bied tot Centraal-Azië voor. Witte eng- bloem is in België iets minder zeldzaam dan Zevenster, maar haar verspreiding beperkt zich eveneens haast uitsluitend tot het zuiden van het land. In Vlaanderen is de soort ook nog niet waargenomen (persoonlijke mede- deling W. van Landuyt). In Nederland is de soort uiterst zeldzaam geworden, en is haar voorkomen niet echt zeker meer (WEEDA *et al.*, 1985). In oude flora's staat onder andere de Bemelerberg als groeiplaats van Witte engbloem vermeld. In het klassieke boek van VAN SCHAIK (1938) wordt ook het Neder- lands deel van de Sint-Pietersberg genoemd als groeiplaats, evenals de krijthellingen nabij Moerslag (Sint Geertruid). MENNEMA *et al.* (1980) vermelden ook historische groei- plaatsen in de duinen bij Haarlem, alsook in Gaasterland en bij Millingen.

De bloemen van Witte engbloem zijn vrij klein, vijftallig en tweeslachtig. De witte bloe- men staan in lang gesteelde schermen of plu- men naast de bladoksels. Witte engbloem vertoont een sterk gespecialiseerd bestui- vingssysteem. De bloemen worden voorna- melijk bestoven door grote vliegen en nacht- vlinders. Daarnaast worden ze ook regelm- atig bezocht door bijen. Net zoals bij de mees- te orchideeënsoorten zitten de pollen samen- gepakt in zogenaamde stuifmeelklompjes of polliniën. Elke bloem bevat vijf van dergelijke stuifmeelklompjes. De bloemen produceren nectar waarmee ze bestuivers aantrekken. Wanneer deze laatste zich in de bloem bege- ven op zoek naar nectar, blijven de stuifmeel- klompjes op de bestuiver achter, waarna ze bij een volgend bezoek op de stempel van een andere bloem gedeponeerd worden. De bloei begint omstreeks half mei tot begin juni. Per bloem worden twee lange, buisvormige kokervruchten ontwikkeld waaraan de plant zijn soortnaam ontleent. Elke vrucht bevat ongeveer twintig zaden die voorzien zijn van een haarkuif en die voornamelijk door de wind verspreid worden.

De zaden van Witte engbloem worden ge- predateerd door twee gespecialiseerde, zaadetende insecten. De vrouwtjes van de Engbloemboorvlieg (*Euphranta connexa*) leg- gen hun eitjes aan de onderzijde van de zich ontwikkelende vruchten. De larven ontwik- kelen zich vervolgens in de vrucht en voeden

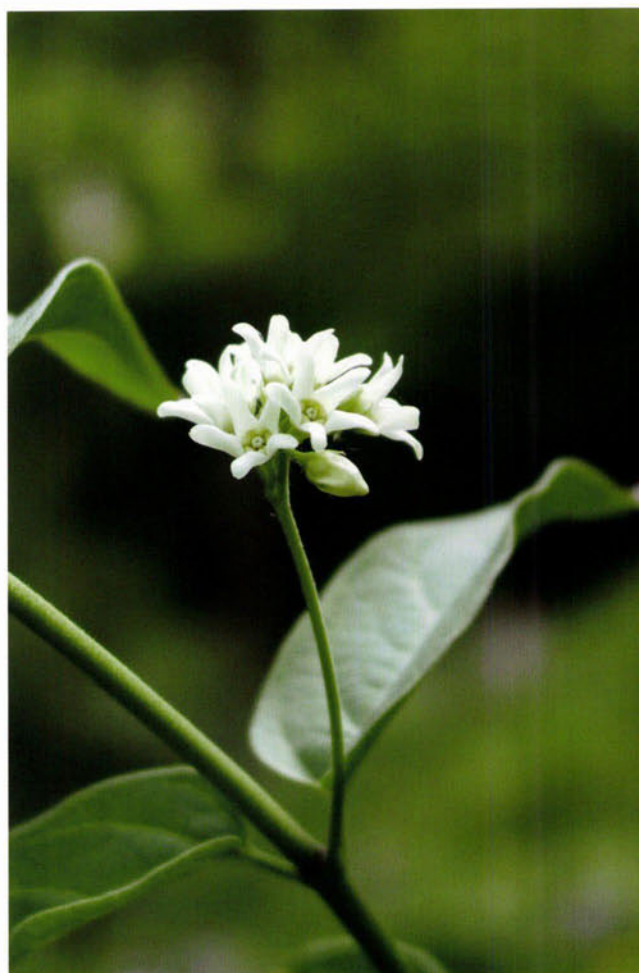
zich met de rijpende zaden. Een tweede predator is de kever *Lygaeus equestris*, die zich voedt met de zaden, zowel voor als na de verspreiding ervan (LEIMU & SYRJÄNEN, 2002).

HET VOORKOMEN IN DE VOERSTREEK

ZEVENSTER

De teruggevonden populatie van Zevenster omvatte ongeveer 350 individuen, waarvan er slechts vijf bloeiden. De populatie kwam voor over een oppervlakte van ongeveer 70 m². Andere soorten die in de onmiddellijke omgeving werden aangetroffen, waren Dal-kruid (*Maianthemum bifolium*), Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), braam (*Rubus fruticosus* s.l.), Valse salie (*Teucrium scordonia*) en Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*). Al deze soorten wijzen op vrij zure en relatief voedselarme omstandigheden, die sterk overeenkomen met de vindplaats in Midden-Limburg. De boomlaag bestond voornamelijk uit Zomereik en berk. De populatie is met zekerheid reeds meer dan vijftig jaar bij één van de auteurs bekend (Alex Zeevaert) en ze werd ook meermaals gevolgd. Hieruit blijkt dat de populatie gedurende deze periode stelselmatig in grootte is afgenomen. In de jaren vijftig strekte ze zich uit over een oppervlakte van enkele aren. Hoewel exacte gegevens over de populatiegrootte in het verleden ontbreken, doet extrapolatie aan de hand van de bestaande gegevens en de oppervlakte waarover ze vroeger voorkwam vermoeden dat de populatie zeker uit enkele duizenden individuen moet hebben bestaan. Dit betekent dus dat de populatie de laatste decennia sterk is achteruitgegaan, en de overblijvende individuen slechts een restant zijn van wat de vroegere populatie ooit geweest is. De achterliggende reden van deze achteruitgang is meer dan waarschijnlijk de aanleg van een Fijnsparrenbestand (*Picea abies*) in de jaren vijftig, waardoor de bodem sterk verzuurd en verdroogd is. De huidige populatie bevindt zich precies aan de rand van deze aanplant op iets vochtiger omstandigheden. Deze vaststellingen komen sterk overeen met een studie uit Noorwegen (NYGAARD & ODEGAARD, 1999), waar tussen 1931 en 1991 het voorkomen van een hele reeks van bosplanten, waaronder ook Zevenster, werd bestudeerd. Uit deze studie bleek eveneens dat Zevenster een afgenomen dichtheid vertoonde. De waargenomen

FIGUUR 3
Detailfoto van de bloemen
van Witte engbloem
(*Vincetoxicum
hirundinaria*) (foto: Rein
Brys).



veranderingen werden geïnterpreteerd als het resultaat van een toegenomen groei en dominantie van Fijnspar en Blauwe bosbes. Analooch met de resultaten die in Noorwegen verkregen werden, heeft deze aanplant meer dan waarschijnlijk de achteruitgang van de soort ingeluid.

WITTE ENGBLOEM

In tegenstelling tot de populatie van Zevenster, bestaat de populatie van Witte engbloem slechts uit vijf individuen, die weliswaar alle vijf bloeiden. Kiemplanten of niet-bloeiende planten werden echter niet aangetroffen. De vijf planten stonden op geringe afstand (enkele meters) van elkaar in gemengd loofbos. De vegetatie werd hoofdzakelijk gedomineerd door Eénbloemig parelgras (*Melica uniflora*). Andere soorten die op de groeiplaats werden teruggevonden, waren onder andere Gele dovenetel (*Lamium galeobdolon*), Gevlekte aronskelk (*Arum maculatum*), Boskortsteel (*Brachypodium sylvaticum*), Kruipend zenegroen (*Ajuga reptans*) en Bosandoorn (*Stachys sylvatica*). De populatie werd voor het eerst in 1994 door

Alex Zeevaert beschreven en bestond toen ook al uit een vijftal individuen. Sindsdien is de populatie niet meer in grootte toegenomen. De dichtstbijzijnde populatie bevindt zich in vogelvlucht op een vijftiental kilometer van de hier beschreven populatie in Eben-Emaël, aan de overzijde van de Maas (figuur 2 en 3).

PERSPECTIEVEN VOOR DE TOEKOMST?

Hoewel de levenscyclus van Witte engbloem en Zevenster sterk verschilt, kunnen beide soorten als langlevend beschouwd worden. Hierdoor zullen ze zich meer dan waarschijnlijk nog gedurende verschillende jaren kunnen handhaven. Zoals reeds eerder beschreven, vertoont Zevenster een pseudo-eenjarige levenscyclus en is ze daarom het meest gevoelig voor veranderingen in leefomstandigheden of voor herbivorie. Zo bleek uit een studie van PIQUERAS (1999) dat vraat door woelmuizen de overleving van Zevenster sterk kan beïnvloeden. Verder is ook gebleken dat de nutriëntenstatus van de bodem de

groei van Zevenster kan beïnvloeden. Zowel DONG *et al.* (1997) als PIQUERAS *et al.* (1999) vonden dat de ondergrondse uitlopers korter waren bij hogere nutriëntencondities, wat er op zou kunnen wijzen dat de soort, afhankelijk van de omgevingscondities, variatie in groeiomstandigheden vertoont, waarbij individuen van Zevenster zich concentreren op die plaatsen waar de groeiomstandigheden optimaal zijn. Wanneer de bodemcondities verslechteren, bleken de ondergrondse uitlopers langer te zijn, wat kan wijzen op het feit dat de plant actief op zoek gaat naar plaatsen waar bodemcondities geschikt zijn.

Indien de oppervlakte met optimale groeiomstandigheden beperkt blijft, zal de populatie niet geneigd zijn zich verder uit te breiden, vermits alle uitlopers zich concentreren op die plaatsen waar optimale bodemcondities heersen. Wanneer optimale groeiomstandigheden zich over een grotere oppervlakte zouden uitspreiden, is het mogelijk dat de soort zich opnieuw uitbreidt, hetzij door zaad, hetzij door vegetatieve vermenigvuldiging. Het zeer geringe aantal bloeiende individuen en de lage vruchtzetting geven echter aan dat populatie-uitbreiding en de lange-termijn overleving haast volledig afhankelijk zijn van vegetatieve (dus klonale) groei en van de overleving van de bestaande individuen, omdat vestiging van kiemplanten vanuit zaden haast ondenkbaar is bij een dergelijk lage vruchtzetting. Opening van het kronendak door het kappen van enkele sparren kan al een eerste stap in de goede richting betekenen. Meer onderzoek is echter nodig om dit met zekerheid te kunnen stellen.

De situatie van Witte engbloem daarentegen is nog meer precair. De populatie is hier waarschijnlijk te klein geworden om op lange termijn opnieuw een levensvatbare populatie op te bouwen. Recent onderzoek uit Finland heeft desondanks aangetoond dat kleine populaties van de Witte engbloem in staat zijn tot zelfbestuiving, en dat inteelt geen belangrijke invloed uitoefent op de zaadzetting en kieming van deze soort (LEIMU, 2004). Dit zou dus betekenen dat in kleine populaties zaadzetting mogelijk is. De grootte van de huidige populatie in de Voerstreek is echter waarschijnlijk te klein om voldoende zaden voort te kunnen brengen om een succesvolle vestiging van kiemplanten via kieming van zaden te garanderen. Zo was de afgelopen zomer (2004) de vruchtzetting in de populatie slechts beperkt tot één vrucht. Deze haast onbestaande vrucht-

zetting en het feit dat de afgelopen jaren geen kiemplanten op deze groeiplaats werden waargenomen, doet vermoeden dat uitbreiding van deze populatie in de toekomst onwaarschijnlijk is. Introductie van zaadmateriaal van bijvoorbeeld de nabijgelegen populatie uit Eben-Emaël kan overwogen worden om op lange termijn tot een levensvatbare populatie te komen.

DANKWOORD

We zijn dank verschuldigd aan Wouter van Landuyt die meer informatie verschafte over de verspreiding van beide soorten in Vlaanderen. Jo Willems gaf meer uitleg bij oude vindplaatsen van beide soorten in Nederland en leverde nuttig commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

SUMMARY

CHICKWEED WINTERGREEN (*TRIENTALIS EUROPAEA*) AND SWALLOW WORT (*VINCETOXICUM HIRUNDINARIA*): TWO NEGLECTED PLANT SPECIES FROM THE VOERSTREEK AREA (BELGIUM)

We discuss the ecology, distribution and long-term survival chances of small remaining populations of Chickweed wintergreen (*Trientalis europaea*) and Swallow wort (*Vincetoxicum hirsundinaria*) in the Voerstreek area (Belgium). In the past, both plant species were also found in the Dutch province of Zuid-Limburg, but they are probably extinct there now. Both species are long-lived perennials, although their life histories differ greatly: Chickweed wintergreen is a pseudo-annual, clonal species, whereas Swallow wort is an iteroparous perennial. The population of Chickweed wintergreen we studied consisted of 350 individuals, of which only five were flowering. The population size of Swallow wort was much smaller: only five individuals were found, all of which were flowering. No seedlings were observed. The prospects for both species are rather poor, but due to their long lifespan, both are probably capable of surviving the next few years. The limited seed production, due to the small number of flowering individuals, is hampering population expansion, as no seedling recruitment is expected to occur. Introduction of individuals from a nearby population (in the

case of Swallow wort) or the creation of suitable growth conditions (in the case of Chickweed wintergreen) may increase the population size of both species in the near future.

LITERATUUR

- CORTENRAAD, J. & T. MULDER, 2003. Uit de flora van Limburg: aflevering 43. Natuurhistorisch Maandblad 92: 190-193.
- DONG, M., H. J. DURING & M. J. A. WERGER, 1997. Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb, *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology* 131: 233-239.
- ENDELS, P., H. JACQUEMYN, R. BRYN, M. HERMY & G. DE BLUST, 2002. Temporal changes (1986-1999) in populations of primrose (*P. vulgaris*) in an agricultural landscape and implications for conservation. *Biological Conservation* 105: 11-25.
- ERIKSSON, O. & J. EHRLÉN, 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- GROOM, M. J., 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. *American Naturalist* 151: 487-496.
- HEUKELS, H., 1910. De Flora van Nederland. Deel III. Erven P. Noordhoff, Groningen.
- LEIMU, R. & K. SYRJÄNEN, 2002. Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirsundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos* 98: 229-238.
- LEIMU, R., 2004. Variation in the mating system of *Vincetoxicum hirsundinaria* (Asclepiadaceae) in peripheral island populations. *Annals of Botany* 93: 107-113.
- LENNARTSSON, T., 2002. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072.
- MATTHIES, D., I. BRÄUER, W. MAIBOM & T. TSCHARNTKE, 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105: 481-488.
- MENNEMA, J., A. J. QUENÉ-BOTERENBROOD & C. L. PLATE, 1980. Atlas van de Nederlandse Flora I. Uitgestorven en zeer zeldzame planten. Uitgeverij Kosmos, Amsterdam.
- NYGAARD, P. H. & T. ODEGAARD, 1999. Sixty years of vegetation dynamics in a south boreal coniferous forest in southern Norway. *Journal of Vegetation Science* 10: 5-16.
- OOSTERMEIJER, J. G. B., S. H. LUIJTEN, M. M. KWAK, E. J. M. BOERRIGTER & J. C. M. DEN NIJS, 1998. Zeldzame planten in het nauw: problemen van kleine populaties. *De Levende Natuur* 99: 134-141.
- OUBORG, N. J., 1988. Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine plantenpopulaties. *De Levende Natuur* 89: 7-13.
- PIQUERAS, J., 1999. Herbivory and ramet performance in the clonal herb *Trientalis europaea* L. *Journal of Ecology* 87: 450-460.
- PIQUERAS, J. & L. KLIMES, 1998. Demography and modelling of clonal fragments in the pseudoannual plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology* 136: 213-227.
- PIQUERAS, J., L. KLIMES & P. REDBO-TORSTENSSON, 1999. Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea*. *Plant Ecology* 141: 117-127.
- SCHAIK, D. C. VAN, 1938. De Sint Pietersberg. Leiden-Nijmegen, Maastricht.
- TAYLOR, K., D. C. HAVILL, J. PEARSON & J. WOODALL, 2002. *Trientalis europaea*. *Journal of Ecology* 90: 404-418.
- VERBURG, R., 1998. The witch at the forest floor. Reproductive allocation and clonal diversity in the pseudo-annual *Circaea lutetiana* L. Doctoraatscriptie Universiteit Utrecht, Utrecht.
- WEEDA, E. J., R. WESTRA, C. WESTRA & T. WESTRA, 1985. Nederlandse oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties. Deel I. IVN-VARA-VEWIN.